•研究报告•

喜旱莲子草对同基因型邻体根系的表型可塑性：入侵地和原产地的比较

于良瑞^{1,2} 朱政财⁴ 潘晓云^{1,2,3*}

1 (复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200438)

2 (西藏大学-复旦大学生物多样性与全球变化联合实验室, 拉萨 850000)

3 (西藏大学生命科学系与生物多样性研究所, 拉萨 850000)

4 (广州市增城区林业和园林科学研究所, 广州 511300)

摘要：植物对邻体根系的表型可塑性是指与无邻体对照相比，即使个体平均可获取土壤资源相同，在有邻体根系存在时植物也会改变根系生物量分配，并影响其他功能性状和适合度。表型可塑性进化假说(evolution of plasticity hypothesis)认为外来植物在入侵地进化出了更强的表型可塑性。对该假说的验证多集中于外来植物对光照、水分、养分以及天敌等的可塑性进化，但对邻体根系的表型可塑性在入侵植物中是否发生进化尚未见报道。我们采用同质园实验比较了喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)入侵地(美国)和原产地(阿根廷)各5个基因型的适合度与功能性状对同基因型邻体根系的表型可塑性。结果表明：喜旱莲子草的根冠比($P = 0.088$)和比叶面积($P = 0.007$)对同基因型邻体根系的表型可塑性在入侵地和原产地基因型间存在差异：入侵地基因型在有邻体根系时根冠比和比叶面积增加，而原产地基因型则相反。但是，总生物量、贮藏根生物量、比茎长和分枝强度对邻体根系的表型可塑性在入侵地和原产地间没有显著差异。此外，与分隔邻体根系相比，同基因型邻体根系存在时总生物量(+9.9%)和贮藏根生物量(+13.9%)显著增加，比茎长(-9.5%)显著降低。最后，与原产地基因型相比，总体上入侵地基因型的总生物量(+62.0%)和贮藏根生物量(+58.9%)增加，比茎长(-28.5%)和分枝强度(-42.8%)降低。这些结果表明喜旱莲子草入侵地基因型与资源利用相关功能性状(如根冠比和比叶面积)对邻体根系的表型可塑性方向与原产地基因型相反；但适合度和株型相关性状(如比茎长和分枝强度)对同基因型邻体根系的表型可塑性与原产地没有差异。

关键词：邻体效应；同基因型间互作；表型可塑性；植物入侵；进化

Phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in response to root neighbors of kin: Introduced vs. native genotypes

Liangrui Yu^{1,2}, Zhengcai Zhu⁴, Xiaoyun Pan^{1,2,3*}

1 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Fudan University, Shanghai 200438

2 Tibet University-Fudan University Joint Laboratory for Biodiversity and Global Change, Lhasa 850000

3 Institute of Biodiversity, Department of Biology, Tibet University, Lhasa 850000

4 Guangzhou Zengcheng Institute of Forestry and Landscape Architecture, Guangzhou 511300

Abstract: Plant root neighbors can induce plastic responses, thereby altering root biomass allocation and other functional traits even while available resources remain constant. The evolution of plasticity hypothesis demonstrates that populations in the introduced range of an invasive species have evolved greater plasticity than populations in the native range. Most studies focus on plastic responses of alien plants to light, water, nutrition and nature enemies. However, plastic responses to root neighbors in alien plants has not been studied. We conducted a common garden experiment using five introduced (the United States of America, USA) and five native (Argentina) genotypes of *Alternanthera philoxeroides* (alligator weed) to compare fitness and functional traits responses to root neighbors of the same genotype plants (kin). We found that introduced genotypes had an increased root to shoot ratio (RSR) and specific leaf area (SLA) when root

收稿日期: 2020-02-16; 接受日期: 2020-04-03

基金项目: 国家自然科学基金(41771053)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xypan@fudan.edu.cn

neighbors were present while the native genotypes showed the opposite responses. However, introduced and native genotypes showed no difference in total biomass, storage root biomass, specific stem length (SSL) and branching intensity (BI). In addition, when root neighbors were present, *A. philoxeroides* increased in total biomass (+9.9%) and storage root biomass (+13.9%) and decreased in SSL (-9.5%) than when grown without root neighbors. Introduced genotypes showed an increase in total biomass (+62.0%), storage root biomass (+58.9%), and reduction of SSL (-28.5%) and BI (-42.8%) than native genotypes. Our results suggest that functional trait plasticity responses related to resource utilization (i.e. RSR and SLA) showed opposite patterns between introduced and native genotypes, but fitness and functional trait plasticity responses related to plant type (i.e. SSL and BI) showed no difference among introduced and native genotypes.

Key words: neighbor effect; intra-genotypic interaction; phenotypic plasticity; plant invasion; evolution

植物的表型可塑性是指某一基因型在不同环境条件下产生不同的生理或形态表型的特性(Callaway et al, 2003)。和其他性状一样,表型可塑性作为植物的一种性状也具有遗传基础,并受到自然选择(Richards et al, 2006)。表型可塑性在植物入侵中具有重要作用(Richards et al, 2006)。表型可塑性进化假说(evolution of plasticity hypothesis)认为外来植物入侵地种群比原产地种群进化出了更强的表型可塑性(Richards et al, 2006)。对该假说的验证多集中于外来植物对光照、水分、养分以及天敌等的可塑性进化(Qing et al, 2011; Zhang et al, 2015; Liu et al, 2018),却很少有研究关注入侵植物对邻体植物的表型可塑性是否发生进化(Zhang et al, 2019)。

邻体植物是重要的生物环境(Callaway et al, 2003),同样具有驱动植物可塑性发生进化的能力(Abakumova et al, 2016)。植物对邻体的响应可表现为资源利用相关性状的可塑性(Callaway et al, 2003)。例如,蓝橡树(*Quercus douglasii*)对一年生和多年生的邻体表现出了不同的水分利用效率(Rice et al, 1993)。感知由邻体存在而带来的资源变化并作出可塑性响应有利于植物更好地占据资源并提高竞争能力(Turkington et al, 1991; Callaway et al, 2003)。外来植物到达入侵地后面临新的邻体环境,如何响应邻体植物以提高适合度可能对其入侵成功与否有重要影响(Callaway & Aschehoug, 2000; Sun et al, 2013)。已有研究表明,相比于原产地种群,外来植物通常可以在入侵地形成大范围高密度的单优势种群(Pan et al, 2006; Zheng & Liao, 2017),这表明外来植物的入侵地基因型与同基因型个体相互作用的概率较大(Zhang et al, 2019),其对同基因型邻体的响应可能与原产地种群有所差异。但目

前仅有极少数研究探索入侵植物对同基因型邻体的响应在入侵地和原产地基因型间的差异(Zhang et al, 2019)。

喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)是原产于南美洲的苋科莲子草属多年生草本植物。从20世纪30年代起,喜旱莲子草成为扩张至美国、澳大利亚、中国等30多个国家的世界性入侵种(Gunasekera & Bonila, 2001)。由于入侵过程中遗传多样性降低(Dlugosch & Parker, 2008),且在种群扩散中无性繁殖占据优势(Pan et al, 2007),入侵地种群的喜旱莲子草更频繁地与同基因型个体发生相互作用(Pan et al, 2006)。我们前期的研究发现喜旱莲子草对同基因型邻体冠层(单株种植避免根系接触,成行排列形成冠层处理)的响应在入侵地和原产地基因型间出现了差异(Zhang et al, 2019)。研究表明,植物对邻体根系的存在与否具有可塑性响应,即在每个植物平均享有的资源和空间保持不变的条件下,邻体根系的出现(同比增加植物数量和土壤基质)仍会引起植物根系生物量分配的改变(Callaway et al, 2003)。那么,喜旱莲子草对同基因型邻体根系的表型可塑性是否也发生了进化?我们采用同质园实验探究入侵地(美国)和原产地(阿根廷)的喜旱莲子草的适合度与功能性状对同基因型邻体根系的表型可塑性差异,主要探讨以下问题:(1)喜旱莲子草的适合度与功能性状对同基因型邻体根系是否具有表型可塑性?(2)若具有,其在入侵地和原产地基因型间是否存在差异?

1 材料与方法

1.1 实验材料

喜旱莲子草是典型的克隆植物,其无性繁殖

(通过贮藏根或者茎段)对种群增长和更新的贡献远大于有性繁殖,是喜旱莲子草在野外的主要繁殖方式(Pan et al, 2007)。贮藏根对喜旱莲子草完成完整生活史具有重要意义,贮藏根分配可以看作其主要的营养繁殖分配(Pan et al, 2007)。本研究的植物材料分别采自喜旱莲子草的原产地阿根廷(2006年)和入侵地美国(2005年)的各5个地点(附录1)。由于每个采样地的植物均具有独特的多基因座基因型(Geng et al, 2016),我们将每个地点的材料作为一个基因型分别移栽到温室中,在正式实验前繁殖3代以上以去除母体效应(Schwaegerle et al, 2000)。

1.2 同质园实验

实验在上海复旦大学江湾校区的温室(121°30'E, 31°20'N)中进行。取10个基因型的喜旱莲子草进行同质园实验,探讨入侵植物的适合度与功能性状对同基因型邻体根系是否具有表型可塑性及其可能发生的进化。我们将4株相同基因型的植物种植于同一盆中(内径15.5 cm × 15.5 cm × 12.3 cm, 2.5 L),设置2种实验处理:(1)邻体根系分隔(absent),采用不透明白色PVC板呈十字形固定在花盆正中,将4株植物的根系分隔开来;(2)邻体根系接触(present),不设置隔板,4株植物的根系可以相互接触(图1)。每个处理设置4个重复。实验共有80个实验单元(2个来源地 × 各5个基因型 × 2种邻体根系处理 × 4个重复),每个实验单元中种植4株植株,共320株植物个体。

2019年5月27日,随机从每个基因型的母本上剪取200个茎段,每个茎段长度约4 cm,节位于中间,将茎段用清水冲洗3遍,去离子水清洗1遍。在36 cm × 36 cm的白色托盘上铺上两层纸巾,加入去离子水浸透纸巾,将茎段整齐地摆在托盘中,再缓

缓倒入200 mL去离子水浸润茎段。将托盘放入光照培养箱,设置光照时间为6:00–18:00,温度26℃,黑暗时间为18:00–6:00,温度28℃,湿度均为80%。实验装置准备:将裁切好的白色不透明PVC板按实验设计用热熔胶固定在花盆正中,放置在通风处散去异味。6月11日,每个基因型选取32株有3对叶的健壮小苗定植于准备好的花盆中,每盆种植4株。土壤基质选择商业有机营养土(品牌:德沃多;主要成分:泥炭土、珍珠岩和蛭石;pH: 6.0–7.0)。确认所有植物均定植成功后,于6月14日正式开始实验,实验采取完全随机排列。每天观察植株及土壤状态,给土面干燥的植株补水100 mL。每两周把所有花盆重新随机排列,以避免位置效应。收获前1周控制水分使土壤偏干燥,以便于从其中分离根系。实验进行8周,于8月9日收获所有植物。

1.3 指标测定

实验测定指标:(1)适合度性状:总生物量(total biomass)、贮藏根生物量(storage root biomass);(2)功能性状:根冠比(root to shoot ratio, RSR, 地下部分生物量与地上部分生物量之比)、分枝强度(branching intensity, BI, 分枝生物量与主枝生物量之比)、比茎长(specific stem length, SSL, 主枝长与主枝生物量之比)、比叶面积(specific leaf area, SLA, 叶面积与叶片生物量之比)。收获时,从茎基部剪下植物地上部分装入自封袋,之后将盆土倒出,以每株植物茎基部切口为中心抖落土壤分离根系并清洗干净,此过程中地上、地下部分均放置对应标签。每株植物分离为叶片、主枝、侧枝、贮藏根和细根。测量主枝长度(精确到0.1 cm),用拍照方式及照片识别软件Digimizer计算全株叶面积(精确到0.01 cm²)。将植物各部分分别放入无纺布袋,放入60℃烘箱中72 h烘干至恒重,用电子分析天平称重(精确到0.001 g)得到各部分的生物量数据,计算得到各功能性状数据。

根冠比反映了植物地上、地下部分的生物量分配,与植物获取自然资源有关(Shipley & Meziane, 2002),比叶面积与植物利用光能有关(Gunn et al, 1999),分枝强度和比茎长反映植物地上部分形态(Pan et al, 2007)。植物对获取土壤资源和光资源间存在权衡,邻体根系存在时植物可能会通过调节资源获取相关功能性状和株型以平衡资源获取(Murphy

图1 同基因型邻体根系处理示意图。(a)邻体根系分隔(absent);(b)邻体根系接触(present)。

Fig. 1 Schematic diagram of experimental setup for plants of kins planted in pots with or without root neighbors. (a) Root neighbors were absent; (b) Root neighbor were present.

& Dudley, 2007)。

1.4 统计分析

用R 3.6.0 (R Development Core Team, 2020)进行数据分析并绘图。为检测喜旱莲子草的入侵地与原产地基因型的适合度(总生物量和贮藏根生物量)与功能性状(根冠比、分枝强度、比茎长和比叶面积)对同基因型邻体根系的响应是否存在差异,在R软件中调用nlme程序包,采用线性混合效应模型进行分析。将邻体根系处理(分隔或接触)和来源地(阿根廷或美国)以及它们的交互作用作为固定效应,基因型作为随机效应。由于每盆中的每株植物既是目标植物又是同盆其他植物的邻体植物,所以用于分析的数据不是完全独立的,因此将花盆(实验单元)也作为随机效应。用似然比检验(likelihood-ratio tests)比较剔除固定因子对模型的影响以评估混合效应模型里固定效应的显著性。用夏皮尔-威尔克检验(Shapiro-Wilk normality tests)检测数据的正态性,对总生物量、贮藏根生物量、比茎长和比叶面积的数据进行log转换,根冠比进行开平方转换,以使残差满足正态性。对每种性状进行以下效应的检验: (1)来源地效应的显著性表示入侵地和原产地基因型的适合度与功能性状的遗传差异; (2)邻体根系处理效应的显著性表示该物种对邻体根系具有可塑性; (3)邻体根系和来源地的交互作用显著则表示不同来源地基因型的可塑性存在遗传差异。

2 结果

2.1 适合度与功能性状对邻体根系的响应及其在来源地间的差异

喜旱莲子草同基因型邻体根系的存在显著提

高了总生物量(+9.9%)和贮藏根生物量(+13.9%),降低了比茎长(-9.5%) (表1, 图2a, b, e)。

喜旱莲子草的根冠比(RSR)和比叶面积(SLA)对同基因型邻体根系的可塑性在入侵地和原产地基因型间存在差异(RSR, $\chi^2 = 2.911$, $P = 0.088$; SLA, $\chi^2 = 7.165$, $P = 0.007$)。相比于邻体根系分隔,邻体根系接触时入侵地基因型的根冠比(+2.0%)和比叶面积(+2.0%)增加,而原产地基因型降低(RSR: -7.9%, SLA: -3.6%) (表1, 图2c, d)。总生物量、贮藏根生物量、比茎长和分枝强度对同基因型邻体根系的可塑性在入侵地和原产地基因型间无显著差异(表1, 图2a, b, e, f)。

2.2 入侵地和原产地基因型的适合度与功能性状的差异

与原产地基因型相比,喜旱莲子草入侵地基因型的总生物量(+62.0%, $\chi^2 = 6.767$, $P = 0.009$)和贮藏根生物量(+58.9%, $\chi^2 = 3.663$, $P = 0.056$)增加,比茎长(-28.5%, $\chi^2 = 5.408$, $P = 0.020$)和分枝强度(-42.8%, $\chi^2 = 3.337$, $P = 0.060$)降低(表1, 图2a, d, e, f)。

3 讨论

我们的研究发现,喜旱莲子草资源利用相关性状(根冠比和比叶面积)对同基因型邻体根系的表型可塑性在入侵地和原产地间存在差异。相比于邻体根系分隔,入侵地基因型在邻体根系接触时根冠比和比叶面积增加,原产地基因型则相反。这种可塑性反应的绝对值相似而方向相反的式样并未被表型可塑性进化假说(主要关注可塑性方向一致而绝对值大小存在差异)描述。已有研究表明比叶面积增加能提高对光能的捕获和利用,使植物具有较高的

表1 喜旱莲子草入侵地(美国)和原产地(阿根廷)基因型在两种邻体根系处理(邻体根系分隔、邻体根系接触)下适合度性状(总生物量和贮藏根生物量)和功能性状(根冠比、分枝强度、比茎长和比叶面积)的差异。字体加粗表示效应显著,加粗斜体表示边际显著。

Table 1 Effects of origin (i.e. introduced vs native) and root neighbors (i.e. absent vs present) and their interaction on fitness traits (total biomass, storage root biomass) and functional traits (root to shoot ratio (RSR), specific leaf area (SLA), specific stem length (SSL) and branching intensity (BI)) of *Alternanthera philoxeroides*. Significant effects are marked in bold. Marginally significant effects are marked in italics and bold.

变异来源 Source of variation	总生物量 Total biomass		贮藏根生物量 Storage root biomass		根冠比 RSR		比叶面积 SLA		比茎长 SSL		分枝强度 BI	
	χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>	χ^2	<i>P</i>
来源地 Origin	6.767	0.009	3.663	0.056	0.213	0.645	2.373	0.123	5.408	0.020	3.377	0.066
邻体根系 Root neighbor	11.513	0.001	8.456	0.004	0.938	0.333	0.592	0.442	18.183	0.000	0.148	0.700
来源地 × 邻体根系 Origin × root neighbor	0.501	0.479	2.410	0.121	2.911	0.088	7.165	0.007	1.240	0.265	0.037	0.847

图2 喜旱莲子草入侵地(美国)和原产地(阿根廷)基因型对邻体根系的响应。(a)总生物量;(b)贮藏根生物量;(c)根冠比;(d)比叶面积;(e)比茎长;(f)分枝强度。误差棒代表95%的置信区间。*表示邻体处理与来源地的交互作用显著,†表示邻体处理与来源地的交互作用边际显著。

Fig. 2 Responses of introduced (USA) and native (Argentina) genotypes of *Alternanthera philoxeroides* to the root neighbors. (a) Total biomass; (b) Storage root biomass; (c) Root to shoot ratio (RSR); (d) Specific leaf area (SLA); (e) Specific stem length (SSL); (f) Branching intensity (BI). Error bars indicate 95% confidence intervals. * indicate significant differences in responses between introduced and native genotypes. † indicate marginally significant differences in responses between introduced and native genotypes.

净光合速率(Wright et al, 2001); 而根冠比的增加有助于增强植物对土壤养分的吸收(Aikio & Markkola, 2002)。上述结果表明, 入侵地基因型资源获取相关功能性状在面临同基因型邻体根系时所产生的可塑性响应有利于资源的获取, 这可能是入侵地基因型生物量增加幅度大于原产地的原因(如总生物量, +10.8% vs +8.5%; 贮藏根生物量, +18.6% vs +6.9%)。类似地, 北艾(*Artemisia vulgaris*)入侵地种群与同种植物竞争时根冠比高于原产地种群, 其总生物量也较高(Barney et al, 2009)。有研究报道, 入侵植物在有异种邻体存在时通过提高其资源利用相关性状的可塑性而获得了更强的适应性(Davidson et al, 2011)。但关于入侵植物如何响应同种(或

同基因型)邻体的研究依旧较少(Lu et al, 2010)。据我们所知, 外来植物入侵地和原产地基因型的功能性状和适合度对同基因型邻体根系可塑性的比较研究尚未见报道。

我们还发现有邻体根系存在时, 喜旱莲子草的总生物量和贮藏根生物量显著增加, 比茎长显著降低。这表明, 同基因型邻体根系的存在可以降低地上部分的避阴反应(如比茎长降低), 从而有助于群体适合度的增加。本研究结果与降低作物的避阴反应以提高产量的研究有一致性。例如, 对马铃薯(*Solanum tuberosum*)的研究发现, 相比于未施加干扰的对照组, 抑制介导植物避阴反应的相关光敏色素基因的表达后, 植物对诱导避阴反应的信号(红

光与远红光比值)不再敏感,植株高度降低而块茎产量增加(Chincinska et al, 2008)。因此,喜旱莲子草与同基因型个体相互作用时避阴反应的减弱对其建立优势种群可能有重要作用。

最后,我们的结果也表明,喜旱莲子草入侵地和原产地基因型在若干性状上都发生了明显分化,如入侵地基因型的总生物量和贮藏根生物量均高于原产地基因型,而比茎长和分枝强度均低于原产地。这些结果与我们已发表同质园实验结果既有一致也有不同之处。如周方等(2017)发现入侵地基因型的总生物量显著高于原产地基因型,但其他几项研究中生物量性状并无差异(Zhang et al, 2015, 2019; Liu et al, 2018)。几项研究中入侵地基因型的比茎长显著降低(张紫妍等, 2015; Zhang et al, 2015; 周方等, 2017),而另外两项研究中比茎长无明显差异(Liu et al, 2018; Zhang et al, 2019)。上述几项研究(除周方等2017未测)中入侵地基因型分枝强度均低于原产地。这种部分性状的不一致性可能是由于实验条件差异等造成,例如各研究中施加的多重处理不同,整体上对植物的影响可能不同。此外,使用的土壤基质、实验持续时间不同或开展实验时间处于生长季的不同阶段等可能也有影响。

参考文献

- Abakumova M, Zobel K, Lepik A, Semchenko M (2016) Plasticity in plant functional traits is shaped by variability in neighbourhood species composition. *New Phytologist*, 211, 455–463.
- Aikio S, Markkola AM (2002) Optimality and phenotypic plasticity of shoot-to-root ratio under variable light and nutrient availabilities. *Evolutionary Ecology*, 16, 67–76.
- Barney JN, Whitlow TH, DiTommaso A (2009) Evolution of an invasive phenotype: Shift to belowground dominance and enhanced competitive ability in the introduced range. *Plant Ecology*, 202, 275–284.
- Callaway RM, Aschehoug ET (2000) Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. *Science*, 290, 521–523.
- Callaway RM, Pennings SC, Richards CL (2003) Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, 84, 1115–1128.
- Chincinska IA, Liesche J, Krugel U, Michalska J, Geigenberger P, Grimm B, Kuhn C (2008) Sucrose transporter StSUT4 from potato affects flowering, tuberization, and shade avoidance response. *Plant Physiology*, 146, 515–528.
- Davidson AM, Jennions M, Nicotra AB (2011) Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters*, 14, 419–431.
- Dlugosch KM, Parker IM (2008) Founding events in species invasions: Genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology*, 17, 431–449.
- Geng YP, van Klinken RD, Sosa A, Li B, Chen JK, Xu CY (2016) The relative importance of genetic diversity and phenotypic plasticity in determining invasion success of a clonal weed in the USA and China. *Frontiers in Plant Science*, 7, 213.
- Gunasekera L, Bonila J (2001) Alligator weed: Tasty vegetable in Australian backyards? *Journal of Aquatic Plant Management*, 39, 17–20.
- Gunn S, Farrar JF, Collis BE, Nason M (1999) Specific leaf area in barley: Individual leaves versus whole plants. *New Phytologist*, 143, 45–51.
- Liu M, Zhou F, Pan XY, Zhang ZJ, Traw MB, Li B (2018) Specificity of herbivore-induced responses in an invasive species, *Alternanthera philoxeroides* (alligator weed). *Ecology and Evolution*, 8, 59–70.
- Lu X, Dai H, Ding J (2010) Con-specific neighbours may enhance compensation capacity in an invasive plant. *Plant Biology*, 12, 445–452.
- Murphy GP, Dudley SA (2007) Above- and below-ground competition cues elicit independent responses. *Journal of Ecology*, 95, 261–272.
- Pan XY, Geng YP, Sosa A, Zhang WJ, Li B, Chen JK (2007) Invasive *Alternanthera philoxeroides*: Biology, ecology and management. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 45, 884–900.
- Pan XY, Geng YP, Zhang WJ, Li B, Chen JK (2006) The influence of abiotic stress and phenotypic plasticity on the distribution of invasive *Alternanthera philoxeroides* along a riparian zone. *Acta Oecologica*, 30, 333–341.
- Qing H, Yao YH, Xiao Y, Hu FQ, Sun YX, Zhou CF, An SQ (2011) Invasive and native tall forms of *Spartina alterniflora* respond differently to nitrogen availability. *Acta Oecologica*, 37, 23–30.
- R Development Core Team (2020) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna.
- Rice KJ, Gordon DR, Hardison JL, Welker JM (1993) Phenotypic variation in seedlings of a keystone tree species (*Quercus douglasii*): The interactive effects of acorn source and competitive environment. *Oecologia*, 96, 537–547.
- Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J, Pigliucci M (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9, 981–993.
- Schwaegerle KE, McIntyre H, Swingle C (2000) Quantitative genetics and the persistence of environmental effects in clonally propagated organisms. *Evolution*, 54, 452–461.
- Shipley B, Meziane D (2002) The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation.

- Functional Ecology, 16, 326–331.
- Sun Y, Collins AR, Schaffner U, Muller-Scharer H (2013) Dissecting impact of plant invaders: Do invaders behave differently in the new range? Ecology, 94, 2124–2130.
- Turkington R, Hamilton RS, Gliddon C (1991) Within-population variation in localized and integrated responses of *Trifolium repens* to biotically patchy environments. Oecologia, 86, 183–192.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2001) Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. Functional Ecology, 15, 423–434.
- Zhang ZJ, Pan XY, Zhang ZY, He KS, Li B (2015) Specialist insect herbivore and light availability do not interact in the evolution of an invasive plant. PLoS ONE, 10, e0139234.
- Zhang ZJ, Zhou F, Pan XY, van Kleunen M, Liu M, Li B (2019) Evolution of increased intraspecific competitive ability following introduction: The importance of relatedness among genotypes. Journal of Ecology, 107, 387–395.
- Zhang ZY, Zhang ZJ, Pan XY (2015) Phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in response to shading: Introduced vs. native populations. Biodiversity Science, 23, 18–22. (in Chinese with English abstract) [张紫妍, 张致杰, 潘晓云 (2015) 喜旱莲子草对遮荫的可塑性反应: 入侵地与原产地种群的比较. 生物多样性, 23, 18–22.]
- Zheng YL, Liao ZY (2017) High-density native-range species affects the invasive plant *Chromolaena odorata* more strongly than species from its invasive range. Scientific Reports, 7, 16075.
- Zhou F, Zhang ZJ, Liu M, Pan XY (2017) Effects of nutrient levels on defense against specialist insects in an invasive alligator weed. Biodiversity Science, 25, 1276–1284. (in Chinese with English abstract) [周方, 张致杰, 刘木, 潘晓云 (2017) 养分影响入侵种喜旱莲子草对专食性天敌的防御. 生物多样性, 25, 1276–1284.]

(责任编辑: 于飞海 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 喜旱莲草原产地(阿根廷)和入侵地(美国)基因型采样点信息

Appendix 1 Sampling locations of *Alternanthera philoxeroides* from native (Argentina) and introduced (USA) ranges
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020044-1.pdf>

于良瑞, 朱政财, 潘晓云. 喜旱莲子草对同基因型邻体根系的表型可塑性: 入侵地和原产地的比较. 生物多样性, 2020, 28 (6):651–657. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020044>

附录1 喜旱莲子草原产地(阿根廷)和入侵地(美国)基因型采样点信息
Appendix 1 Sampling locations of *Alternanthera philoxeroides* from native (Argentina) and introduced (USA) ranges

采样点 Collection site	纬度 Latitude	经度 Longitude	生境 Habitat
阿根廷(原产地) Argentina (Native)			
Formosa	25°46' S	58°34' W	湿地 Wetland
Misiones	27°15' S	60°31' W	路边 Roadside
Corrientes	27°59' S	56°20' W	路边 Roadside
Santa Fe	29°16' S	59°49' W	河岸 River bank
Buenos Aires	34°36' S	58°37' W	池塘边 Pond side
美国(入侵地) USA (Introduced)			
Texas	26°12' N	97°38' W	湿地 Wetland
Florida	26°35' N	81°30' W	河岸 River bank
Louisiana	29°06' N	90°08' W	湿地 Wetland
Texas	29°54' N	93°57' W	湿地 Wetland
Mississippi	33°16' N	88°47' W	河岸 River bank